

ECOSISTEMAS DE GUATEMALA, UNA APROXIMACIÓN BASADA EN EL SISTEMA DE CLASIFICACIÓN DE HOLDRIDGE

Gerónimo Estuardo Pérez Irungaray, Guillermo Alejandro Gándara
Cabrera, Juan Carlos Rosito Monzón, Raúl Estuardo Maas Ibarra, José
Juventino Gálvez Ruano*

Resumen

Este artículo expone los hallazgos de un estudio diseñado para analizar los ecosistemas de Guatemala con base en el sistema de clasificación propuesto por Holdridge. Esta clasificación se presenta gráficamente en el mapa de ecosistemas. Al amparo del marco analítico y metodológico diseñado por Holdridge, se hace un uso intensivo de datos climáticos, especialmente los que provee WorldClim, y también de las herramientas tecnológicas, principalmente ArcGis®, un programa de soporte a los Sistemas de Información Geográfica (SIG).

* Géronimo E. Pérez: ingeniero en Recursos Naturales, maestría en Energías Renovables, e investigador del Instituto de Investigación y Proyección sobre Ambiente Natural y Sociedad de la Universidad Rafael Landívar (Iarna-URL).

Guillermmo A. Gándara: ingeniero en Sistemas, e investigador del Iarna-URL.

Juan Carlos Rosito: ingeniero en Recursos Naturales, doctor en Gestión y Conservación de Ecosistemas y Biodiversidad, e investigador asociado del Iarna-URL.

Raúl E. Maas: ingeniero en Recursos Naturales, maestría en Gestión de Biodiversidad, doctor en Ciencias Políticas y Sociología, e investigador del Iarna-URL.

J. Juventino Gálvez: ingeniero en Recursos Naturales, maestría en Gestión de Biodiversidad, doctor en Ciencias Políticas y Sociología, y vicerrector de Investigación y Proyección de la Universidad Rafael Landívar (URL).

En el seno de un diálogo interdisciplinar, conceptos sobre biodiversidad, herramientas tecnológicas y datos globales y locales han confluido para atender un propósito previamente establecido: clasificar la biodiversidad nacional a nivel ecosistémico. Trece son los ecosistemas presentes en el país, dos de los cuales alcanzan un poco más del 50 % de la superficie territorial total. En el otro extremo, tres ecosistemas alcanzan solamente el 0.33 % de la superficie territorial nacional; su limitada extensión territorial, unida a las presiones directas y a los efectos del cambio climático, los sitúa en una condición vulnerable.

Adicionalmente, este estudio constituye un insumo fundamental para retroalimentar las estrategias territorialmente diferenciadas de gestión de la biodiversidad nacional, sobre todo aquellas que necesitan fundamentarse en el conocimiento científico; al mismo tiempo, permite relacionar estados del ambiente natural con eventos históricos y sociales actuales. Este insumo resulta crucial ahora que la sociedad guatemalteca necesita conocer, empoderarse y dar seguimiento a las implicaciones del cambio y la variabilidad climática en todos los aspectos de las interacciones socio-naturales de la nación.

Palabras clave: zonas de vida, biotemperatura, clasificación de ecosistemas, provincias de humedad, WorldClim, Holdridge.

Abstract

In this article we discuss the findings from a study designed to analyze the Guatemalan ecosystems, based on the classification system proposed by Holdridge. This classification is being graphically presented through the ecosystems map. Under the analytical and methodological framework designed by Holdridge, we make an intensive use of climatic data, mainly the ones that WorldClim provides, and also technological tools, mostly ArcGis®, a support software for the Geographic Information Systems (GIS).

Within an interdisciplinary dialogue, concepts on biodiversity, technological tools and global and local data, have come together to deal with a previously established purpose: To classify national biodiversity at an ecosystemic level. The country has 13 ecosystems, two of which cover a little bit over 50% of the total land area. At the other end, three ecosystems reach only 0.33% of the national territory; their low territorial extension,

along with the climate change direct pressures and effects, locate them in a vulnerable condition.

Additionally, this study constitutes a fundamental input to feedback strategies on national biodiversity management differentiated by territory, especially the ones that need to be based on scientific knowledge; at the same time, it allows to link natural environment conditions with current historical and social events. Furthermore, this input is crucial in a time where the Guatemalan society needs to be aware, empowered, and follow-up the implications of climate change and climate variability within all the aspects of the socio-natural interactions in the nation.

Key words: life zones, biotemperature, ecosystems classification, humidity provinces, WorldClim, Holdrige.

Introducción

La diversidad biológica o biodiversidad se aborda en la bibliografía especializada a partir de la distinción de tres niveles, siendo estos: i) diversidad de genes, ii) diversidad de especies, y iii) diversidad de ecosistemas. Consecuentemente, el concepto hace referencia a la amplia variedad de seres vivos que habitan sobre la Tierra, a los patrones genéticos que los caracterizan y a los complejos ecológicos de los cuales forman parte. Estos tres niveles adquieren especial relevancia en el país, ahora que recientemente ha sido reconocido como país megadiverso. Toledo y Barrera-Bassols¹ señalan que el concepto de megadiversidad permite entender la diversidad biológica desde el nivel de unidades político-administrativas, como los países. Se estima que 19 de los 228 países poseen alrededor del 70 % de las 250 000 plantas superiores, incluyendo las especies terrestres, de agua dulce y marinas. También albergan alrededor del 60 o 70 % de las plantas endémicas.

En los diferentes esfuerzos por estudiar y caracterizar la biodiversidad guatemalteca se han utilizado diversos marcos analíticos, métodos y enfoques de clasificación. En el nivel de los ecosistemas se han utilizado, principalmente, métodos y enfoques de carácter florístico, fisiográfico,

1 Víctor Toledo y Narciso Barrera-Bassols, *La memoria biocultural. La importancia ecológica de las sabidurías tradicionales* (Barcelona, España: Icaria editorial S. A., 2008), 30.

ecológico y la combinación de estos. Por supuesto, todos los métodos aportan hallazgos fundamentales para el conocimiento del ambiente natural y todos se ven limitados tanto por aspectos tecnológicos como por la inconmensurabilidad de la realidad. Castañeda² señala que la cartografía, la clasificación y la caracterización de los ecosistemas nacionales han llevado principalmente a la delimitación de unidades biogeográficas o bioclimáticas denominadas biomas, ecorregiones, ecosistemas vegetales o zonas de vida. Para este autor, los conceptos de ecorregiones y de zonas de vida son los más utilizados con la finalidad de ofrecer, en general, bases a las iniciativas de conservación y gestión de la biodiversidad nacional.

El presente artículo pretende hacer una contribución puntual en materia de clasificación de los ecosistemas de Guatemala, utilizando las bases conceptuales y metodológicas que dan contenido al sistema desarrollado por el botánico estadounidense Leslie Holdridge. En esencia, este sistema se fundamenta en la delimitación de las formaciones vegetales con fisonomía florística distintiva a partir de datos climáticos. Consecuentemente, el artículo hace énfasis en la secuencia metodológica con sus respectivas bases técnicas y científicas, así como en los hallazgos de su aplicación a escala nacional hasta ofrecer una renovada clasificación de los ecosistemas guatemaltecos.

Como antecedente fundamental es necesario señalar que, en la década de los años setenta del siglo pasado, el Dr. Holdridge asesoró la elaboración de un primer mapa de zonas de vida para Guatemala, basándose en los datos climáticos disponibles en una modesta red de estaciones meteorológicas, en criterios altitudinales y en observaciones realizadas durante recorridos a distintas regiones del país que enfatizaron las características fisionómicas de la vegetación y la selección de especies indicadoras. Sobre esta base, se produjo el primer mapa de zonas de vida de Guatemala a nivel de reconocimiento³, ampliamente utilizado en círculos académicos y en instituciones interesadas en el conocimiento y la gestión de la diversidad biológica del país.

2 César Castañeda, "Diversidad de ecosistemas en Guatemala", en *Guatemala y su biodiversidad: Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico* (Guatemala: Conap, 2008), 181-229, 205.

3 René de la Cruz, *Clasificación de zonas de vida de Guatemala a nivel de reconocimiento* (Guatemala: Instituto Nacional Forestal, 1982), y *Clasificación de zonas de vida de Guatemala basada en el sistema Holdridge* (Guatemala: Instituto Nacional Forestal, 1976), 6.

En términos latitudinales, Holdridge y de la Cruz ubicaron a Guatemala dentro de la región subtropical, y este criterio se impuso en la denominación de las doce zonas de vida reportadas en su estudio⁴. Sin embargo, el mismo Holdridge⁵ establece que esta denominación latitudinal, es decir, subtropical, se asigna a regiones cuyos valores medios de biotemperatura medidos al nivel del mar oscilan entre 18 °C y 24 °C. No obstante, en sus estudios para el país, plantea situar geográficamente esa región subtropical entre los 13° y 27.3° de latitud⁶.

Por su parte, Jiménez Saa indica que “debe tenerse mucho cuidado con estas cifras y tomarlas como se enuncian (“extensiones teóricas aproximadas”) y, además, como guías generales para tener un cuadro mental global”⁷. La región subtropical, de acuerdo con Kricher⁸, se encuentra comprendida en los extremos superiores de la banda o franja tropical, la cual mide aproximadamente 50° de latitud. Guatemala, como parte de América Central, se encuentra ubicada geográficamente en la región tropical, y las principales clasificaciones climatológicas o descripciones de las características climáticas y geográficas de algunos autores⁹ también la ubican dentro de esta región. En este estudio se opta por esta denominación regional.

4 Castañeda, “Diversidad de ecosistemas”, 181-229, 205.

5 Leslie Holdridge, *Ecología basada en zonas de vida*, trad. Humberto Jiménez Saa (San José, Costa Rica: IICA, 1979), 23.

6 Holdridge aclara que los valores de los rangos de latitud son estimados y se presentan con el propósito de estimular futuros estudios sobre la distribución de las regiones latitudinales. *ibid.*, 23.

7 Humberto Jiménez Saa, “Anatomía del sistema de ecología basada en zonas de vida de L. R. Holdridge” (Trabajo presentado en el Curso Internacional de Ecología Basada en Zonas de Vida, San José, Costa Rica, 23 febrero al 13 marzo, 1993), 6.

8 John Kricher, *A Neotropical Companion: An Introduction to the Animals, Plants, and Ecosystems of the New World Tropics* (Nueva Jersey: Princeton University Press, 1997), 4.

9 Andreas Schimper y Franz Wilhelm, *Plant-Geography upon a Physiological Basis* (Oxford: Clarendon Press, 1903), 313. Gonzalo de las Salas, *Suelos y ecosistemas forestales: con énfasis en América tropical* (IICA, 1987), 14-6. Tim M. Blackburn y Kevin J. Gaston, “The Relationship between Geographic Area and the Latitudinal Gradient in Species Richness in New World Birds”, *Evolutionary Ecology* 11, núm. 2 (1997): 195-204, consultado 30 marzo, 2014, doi:10.1023/A:1018451916734.198. Kricher, *A Neotropical Companion*, 5. Richard B. Primack et ál., eds., *La selva maya: conservación y desarrollo* (México: Siglo XXI, 1999), 15-20. Bastiaan Louman, David Quirós y Margarita Nilsson, *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central* (Turrialba, Costa Rica: CATIE, 2001), 23. Murray C. Peel, Brian L. Finlayson y Thomas A. McMahon, “Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification”, *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11, núm. 5 (2007): 1633-44, consultado 25 agosto, 2012, doi:10.5194/hess-11-1633-2007.doi:10.5194/hess-11-1633-2007, 1633-9.

Respecto a la información y las herramientas utilizadas en el marco del presente estudio, se tomaron como base los datos de temperatura y precipitación pluvial generados por el WorldClim¹⁰, y se recurrió a un modelo elaborado con el software ArcGis® que permite relacionar las variables climáticas y altitudinales que conceptualmente demanda el sistema de clasificación de las zonas de vida propuesto por Holdridge¹¹. Con esta base se clasificaron los ecosistemas de Guatemala y se generó el mapa respectivo. El estudio tuvo una duración de 24 meses, de los cuales, mes y medio se invirtieron en la fase de campo.

1. Marco teórico

1.1 Ecosistemas: una breve aproximación conceptual

1.1.1 Conceptos de ecosistema y biodiversidad

Ecosistema es un término acuñado por el fitosociólogo Tansley, entre 1935 y 1939, para un área que incluye todos los organismos presentes en la misma y su ambiente físico. Tansley enfatizó la necesidad de estudiar completos tales sistemas, debido a que ningún fenómeno natural puede comprenderse adecuadamente si está aislado. Por lo tanto, el ecosistema es una unidad básica de la naturaleza. Hay un constante intercambio entre los diversos tipos de elementos que integran el sistema, no solo entre organismos sino también entre elementos orgánicos e inorgánicos. Así, el ecosistema está compuesto de muchas unidades biológicas de importancia. El ecosistema puede definirse como la comunidad biótica más su ambiente abiótico¹².

Para Sutton¹³, los organismos vivos no existen de forma aislada, sino que actúan entre sí y sobre los componentes químicos y físicos del ambiente

10 WorldClim es una base de datos mundial en formato geográfico desarrollada por investigadores de la Universidad de Berkeley, California y del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) de Cali, Colombia. De esta base de datos se obtuvieron los mapas de temperatura y precipitación mensuales que fueron el fundamento para la aplicación de un modelo desarrollado por el Instituto de Investigación y Proyección sobre Ambiente Natural y Sociedad (Iarna) con el programa de Sistemas de Información Geográfico ArcGis®, aplicando la metodología de zonas de vida de Holdridge. Robert J. Hijmans et ál., "Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas", *International Journal of Climatology* 25 (2005): 1965-78.

11 Holdridge, *Ecología basada*, 9.

12 Peter Price, *Insect Ecology*, 3a. ed. (New York: Wiley, 1997), 19.

13 David B. Sutton y N. Paul Harmon, *Fundamentos de ecología* (Límusa, 2001), 25.

inanimado. Entonces, se denomina ecosistema o sistema ecológico a la unidad básica de interacción organismo-ambiente que resulta de las complejas relaciones existentes entre los elementos vivos e inanimados de un área dada. De esa cuenta, el concepto de ecosistema adquiere importancia vertebral en la ecología como la ciencia que estudia las interacciones de los organismos vivos y su ambiente, es decir, de los ecosistemas o sistemas ecológicos.

Por ello, el quehacer de los ecólogos se focaliza en tratar de organizar el conocimiento humano en torno a las interacciones que se presentan en la naturaleza. Dado que los seres vivos interactúan de maneras diversas y complejas con sus ambientes, es de esperar que existan distintos puntos de vista acerca de los modelos y de las proyecciones elaboradas. Como ya es conocido, estos modelos simplifican la realidad, al relacionar de manera minuciosa las variables que parecen ser claves en una situación determinada. En la medida en que los organismos vivos (componentes bióticos) y los elementos inanimados (componentes abióticos) actúan entre sí, en forma regular y consistente, se consideran integrantes de un sistema¹⁴.

En un ecosistema, sus componentes deben tener un arreglo espacial e interacciones apropiadas que conduzcan a la captura y almacenamiento de energía como biomasa, estructura trófica, ciclo de nutrientes y cambio en el tiempo o sucesión ecológica¹⁵. Los ecólogos han dedicado esfuerzos significativos para tratar de explicar la estructura u organización que presentan los sistemas, en términos de las diferentes reacciones que presentan especies distintas ante los gradientes ambientales. De esa manera, a nivel global, la temperatura junto con la precipitación pluvial (o lluvia) determinan las distribuciones de los organismos en la Tierra, y esta circunstancia es utilizada como un elemento de clasificación de los ecosistemas¹⁶.

De acuerdo con el Convenio Internacional sobre la Diversidad Biológica¹⁷, el término biodiversidad (que es una contracción de diversidad biológica)

14 *ibid.*, 27.

15 Castañeda, "Diversidad de ecosistemas," 188.

16 Bryan Finegan, *Condiciones y recursos de los ambientes tropicales. Curso de Bases ecológicas para la producción sostenible* (Turrialba, Costa Rica: CATIE, 1995), 3.

17 ONU (Organización de Naciones Unidas), "Convenio sobre la diversidad biológica", 1992, consultado 17 septiembre, 2015, <http://www.cbd.int/Doc/Legal/Cbd-Es.Pdf>, 3-4.

hace referencia a la amplia variedad de seres vivos sobre la Tierra y los patrones naturales que regulan la existencia de estos organismos. De esa cuenta, la biodiversidad comprende la diversidad entre especies, entre ecosistemas, y a nivel de las diferencias genéticas, dentro de cada especie. A nivel ecológico, la biodiversidad se manifiesta en la riqueza de especies que se encuentran en un área o comunidad dada (diversidad alfa); en la heterogeneidad de un paisaje local a través de un gradiente ambiental local (diversidad beta); y en la heterogeneidad a nivel geográfico o regional (diversidad gama)¹⁸. De hecho, la diversidad biológica de una región determinada se puede medir cuantificando la heterogeneidad biogeográfica de dicha zona, es decir, por la diversidad de ecosistemas presentes¹⁹.

1.1.2 Clasificación de los ecosistemas y sus vínculos con la gestión de la biodiversidad

La clasificación de los ecosistemas es una labor necesaria para profundizar en su conocimiento y para priorizar estrategias de gestión. Los sistemas de clasificación se han utilizado recurrentemente y se han basado en la combinación de diferentes criterios (por ejemplo: de orden climático, edáfico, fisiográfico, florístico). Esta labor ha reunido a científicos de varias especialidades desde el siglo XIX, tanto climatólogos como botánicos, zoólogos, incluso pedólogos; quienes trataron de realizar agrupaciones de unidades que permitieran comprender la complejidad de la distribución de las especies (incluso de los suelos) y su relación con los diferentes climas existentes²⁰. Según Holdridge²¹, el interés por establecer agrupaciones de plantas según su distribución, en función de los efectos que el clima podría tener sobre las mismas, dio origen al estudio de la ecología, que posteriormente se encargó de las relaciones entre los organismos y el ambiente natural.

Para Castañeda²² existen diferentes enfoques en la clasificación de los ecosistemas. Algunos se apoyan en aspectos físicos del ambiente, que a su vez determinan las características de la vegetación, tal es el caso de

18 Castañeda, "Diversidad de ecosistemas", 187.

19 *ibid.*, 188.

20 Holdridge, *Ecología basada*, 5.

21 *ibid.*, 5-6.

22 Castañeda, "Diversidad de ecosistemas", 191.

los componentes del clima o de las características físicas y químicas del suelo. Otros se fundamentan, ya sea en las características de la vegetación exclusivamente, en la observación de todos los componentes del ecosistema, o bien, en la combinación de elementos del ambiente y la vegetación. En síntesis, hay clasificaciones de enfoque climático, fisiográfico, edáfico, vegetativo, ecosistémico o sus combinaciones.

Por ejemplo, el sistema de Holdridge se basa en la determinación de formaciones vegetales a partir de datos climáticos y de denominaciones establecidas en la fisonomía florística, entre otros²³. Este sistema de clasificación tiene un enfoque ecosistémico. En términos prácticos, en la medida que se tiene noción de los cambios altitudinales y de la manifestación de ciertas variables climáticas en el terreno, se facilita la identificación de los cambios en las especies y en la fisonomía de la vegetación. Además, es un sistema versátil que puede ser progresivamente más detallado y preciso en cuanto se dispongan de más y mejores datos climáticos²⁴.

La Asamblea General de las Naciones Unidas proclamó el año 2010 como el Año Internacional de la Diversidad Biológica. Bajo ese contexto, en octubre de ese mismo año, el denominado “Grupo de Países Megadiversos Afines” —un mecanismo de consulta y cooperación para promover prioridades comunes e intereses relacionados con la conservación y el uso sostenible de la diversidad biológica— admitió a Guatemala como país megadiverso. Este reconocimiento, objetivo en términos de la riqueza y diversidad natural nacional, también obliga a generar un conjunto de disposiciones institucionales de orden público para erradicar las causas estructurales del agotamiento, la degradación y la contaminación de los ecosistemas nacionales, eventos ampliamente documentados por organismos nacionales e internacionales, públicos y privados²⁵. El conocimiento de la riqueza y diversidad nacional no solo incrementa el acervo intelectual y cultural de la nación, sino que también busca nutrir nuevas y más sólidas disposiciones públicas para un bien común insustituible.

23 *ibid.*, 203-6.

24 *ibid.*, 209.

25 Iarna-URL, *Perfil ambiental de Guatemala 2010-2012. Vulnerabilidad local y creciente construcción del riesgo* (Guatemala: Iarna-URL, 2012), 118.

1.2. Descripción del método de clasificación de zonas de vida de Holdridge

1.2.1 Definición de las zonas de vida

Para Holdridge²⁶, la zona de vida es la unidad territorial natural que agrupa asociaciones a las cuales considera unidades ecosociológicas fundamentales de su sistema de clasificación con enfoque ecosistémico. La asociación es la unidad natural en la cual la vegetación, la actividad animal, el clima, la fisiografía, la formación geológica y el suelo están interrelacionados en una combinación reconocida y única, que tiene un aspecto o una fisonomía típica²⁷. De la Cruz²⁸ agrega que las comunidades de plantas ocupan esas distintas asociaciones conformando una fisionomía claramente diferenciada. Con fines de delimitación cartográfica, las zonas de vida se definen con el auxilio de un diagrama que señala campos acotados por los tres factores climáticos principales: calor, precipitación y humedad.

Según Crivelli y Dzendoletas²⁹, Holdridge propone un sistema cartesiano de dos dimensiones (biotemperatura y precipitación) que le otorga a su clasificación una gran simplicidad, y que a la vez facilita su uso y aplicación. Sin embargo, el mismo Holdridge reconoce que las zonas de vida constituyen solamente la primera categoría de las divisiones ambientales.

Tanto Jiménez³⁰ como Crivelli y Dzendoletas³¹ indican que las zonas de vida son de gran utilidad para desarrollar estudios y comparaciones a nivel general, y que se necesitan subdivisiones para profundizar en análisis más específicos y poder incorporar en el sistema de clasificación otros factores ambientales considerados de segundo orden, como las categorías climáticas, edáficas, atmosféricas e hídricas (suelos, drenaje, topografía, vientos fuertes, nieblas y los varios patrones de distribución de la precipitación).

26 Holdridge, *Ecología basada*, 4.

27 *ibid.*, 1-2.

28 De la Cruz, *Clasificación de zonas de vida de Guatemala basada*, 2.

29 Ernesto S. Crivelli y María A. Dzendoletas, "Una propuesta para extender el rango de aplicación de la clasificación climática de Holdridge", *Ecología Austral* 12, núm. 1 (2002): 49-53, 50.

30 Mildred Jiménez, "Resiliencia de los ecosistemas naturales terrestres de Costa Rica al cambio climático" (Tesis MSc, CATIE, Escuela de Posgrado, 2009), 7.

31 Crivelli y Dzendoletas, "Una propuesta", 50.

1.2.2 Ventajas del uso de la metodología

De acuerdo con Iarna-URL³², algunas de las ventajas que otorga el uso del sistema de clasificación de zonas de vida son las siguientes: i) parte de datos cuantitativos y georreferenciados; ii) está basado en los principios de clasificación climática y de vegetación; iii) refleja el efecto de los factores que controlan la dinámica de los ecosistemas. En tal sentido, el principal factor controlador es el clima, luego el suelo, la geomorfología y los factores bióticos; iv) su versatilidad permite aplicarlo a diferentes escalas y niveles de complejidad; v) puede emplearse para anticipar los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas; vi) acepta la incorporación de nuevos datos para mejorar resultados; vii) ha sido ampliamente aplicado y validado en diversas regiones del mundo y a diversas escalas.

1.2.3 Fundamentos de la distribución de ecosistemas, según Holdridge

Las observaciones de Hansen, citado por Good³³, permitieron establecer una relación directa entre el clima y la distribución de los tipos de vegetación en torno a determinados espacios latitudinales. De hecho, los paisajes naturales van cambiando en la medida que se registra una disminución de la temperatura promedio anual que va desde el ecuador hacia los polos del globo terráqueo. Además, en la medida en que disminuye la temperatura a partir del nivel del mar conforme se incrementa la altitud, también se registra una modificación de los tipos de vegetación. Esta relación entre las condiciones ambientales y los tipos de ecosistemas, tanto a nivel de regiones latitudinales como entre pisos altitudinales, es ampliamente reconocida y se ilustra en la figura 1.

A partir de estos primeros hallazgos y de sus propias observaciones, Holdridge revisa la dinámica de la interacción y modifica sus criterios, indicando que no son la latitud ni la altitud los elementos que determinan la correlación entre el clima y los tipos de vegetación. El factor fundamental, señala Holdridge, lo constituye la temperatura del entorno natural y,

32 Iarna-URL, *Cambio climático y biodiversidad. Elementos para analizar sus interacciones en Guatemala con un enfoque ecosistémico*, Serie técnica 35 (Guatemala: Iarna-URL, 2011), 51.

33 Ronald Good, *The Geography of the Flowering Plants* (Longmans Group Limited, 1964), 22, citando a Adolph Hansen, *Die Pflanzendecke der Erde, Eine allgemeine Pflanzengeographie* (Leipzig, 1920).

entonces, define un término vertebral en su sistema de clasificación: la biotemperatura. A la biotemperatura, Holdridge³⁴ la define como “una medida de calor, pero se trata sólo de aquella porción que es efectiva para el crecimiento de las plantas [...] es un promedio de las temperaturas entre 0 °C y 30 °C, durante el periodo total de análisis, que en el diagrama de las zonas de vida es de un año”.

A partir de esta proposición, modifica los parámetros y límites de la interacción entre el clima y la vegetación propuestos por Hansen. En la figura 2 se presenta la correlación entre las regiones latitudinales y los pisos altitudinales con base en las dinámicas de la biotemperatura, advirtiendo precaución en el uso de tales valores, ya que son “extensiones teóricas aproximadas” susceptibles de mejora con base en nuevos conocimientos³⁵.

1.2.4. El sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge

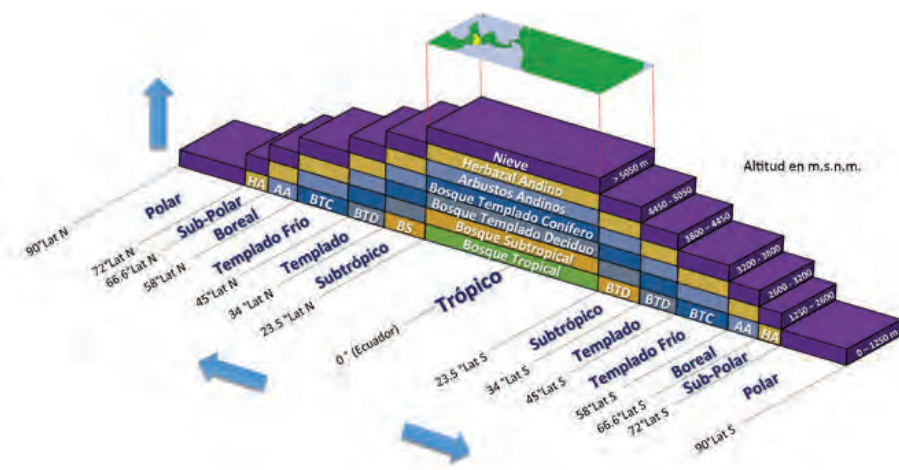
Con base en los resultados del análisis altitudinal y latitudinal que buscaban describir las relaciones entre los tipos de vegetación de las montañas y de las zonas bajas, Holdridge diseñó el diagrama para la clasificación de zonas de vida (figura 3), utilizando básicamente los valores anuales de la precipitación pluvial y la temperatura (calor). Este diagrama es una representación gráfica de las zonas de vida más comunes en el planeta y se puede aplicar igualmente para ambos hemisferios, al dividirlos en regiones latitudinales y fajas altitudinales³⁶.

³⁴ Holdridge, *Ecología basada*, 8-9.

³⁵ *ibid.*, 23.

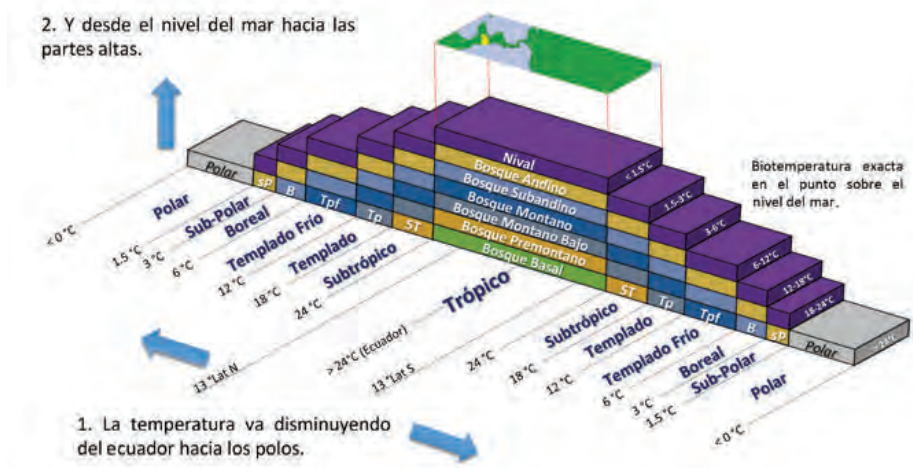
³⁶ *ibid.*, 13.

Figura 1. Relación altitudinal y latitudinal entre clima y tipos de vegetación, según Hansen



Fuente: elaboración propia, con base en Good³⁷.

Figura 2. Esquema de distribución de los grandes climas y formaciones boscosas, según Holdridge



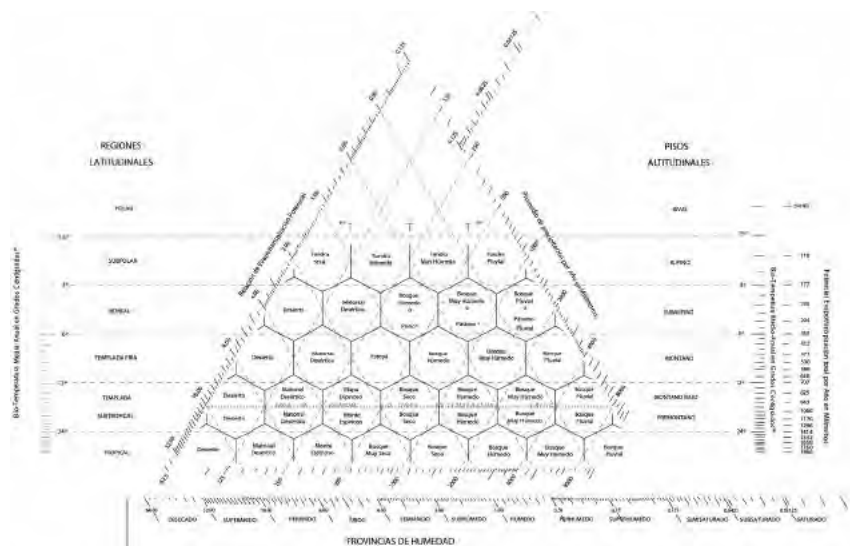
Fuente: elaboración propia con base en Holdridge³⁸.

37 Good, *The Geography*, 22.

38 *ibid.*, 9.

En el lado izquierdo de la figura 3 se muestran las regiones latitudinales de las zonas de vida basales, es decir, al nivel del mar, que verticalmente van desde el ecuador geográfico hasta alguno de los polos. Si se analiza el lado derecho de la figura, el diagrama muestra los pisos altitudinales que determinan los segmentos de las zonas de vida altitudinales, superpuestas sobre las zonas de vida basales, en cada región latitudinal. En ambos casos, la variable que los caracteriza es la biotemperatura³⁹.

Figura 3. Diagrama para la clasificación de las zonas de vida



Fuente: Holdridge⁴⁰.

En la parte baja del diagrama se ubican los valores del promedio anual de la precipitación pluvial, los cuales aumentan de izquierda a derecha. Las líneas guía de la precipitación cruzan el diagrama desde la parte inferior izquierda hasta la superior derecha, formando un ángulo de 60° con las líneas guía horizontales que representan la biotemperatura. Al igual que con la temperatura, las líneas guía de precipitación no coinciden con los límites de las zonas de vida, sino que determinan, con otras líneas guía, los puntos medios de cuatro de los lados de los hexágonos. Los valores de las líneas guía de precipitación también aumentan de manera logarítmica⁴¹.

³⁹ *ibid.*, 13.

⁴⁰ *ibid.*, 9.

⁴¹ *ibid.*, 24.

La tercera condición ambiental que se incorpora al diagrama es la humedad, que “está determinada por la relación entre temperatura y precipitación, independientemente de otras fuentes de humedad”⁴². La variable que utiliza el autor de este sistema de clasificación para armonizar la interacción entre las tres condiciones ambientales es la relación de evapotranspiración potencial, que define como:

La cantidad teórica de agua que podría ser cedida a la atmósfera por la cobertura natural del área, en un clima zonal y en un suelo zonal, si existiera agua suficiente, pero no excesiva, durante toda la estación de crecimiento [...] la evapotranspiración potencial promedio (sic) anual de cualquier lugar puede determinarse multiplicando el valor promedio anual de la biotemperatura (sic) por el factor 58.93⁴³.

El producto de esta multiplicación se divide entre el valor de la precipitación promedio anual para obtener la relación de evapotranspiración potencial, la cual Holdridge considera “una media apropiada de la humedad [...] que pueda utilizarse para una comparación relativa de sitios distintos”⁴⁴.

En la figura 3 se observa que los valores de la relación de evapotranspiración potencial incrementan de derecha a izquierda, si bien, este aumento de la relación está asociado a una disminución de la humedad efectiva. Las líneas guía de la relación de la evapotranspiración potencial, al cruzarse con las de precipitación y temperatura, determinan los puntos medios de los lados de los hexágonos de la zona de vida. De esta manera, las intersecciones definen con exactitud los planos de los poliedros, tanto en latitud como en altitud⁴⁵. Las bandas regionales, demarcadas por pares de líneas guía de evapotranspiración potencial, son las provincias de humedad, y sus nombres aparecen en la parte inferior del diagrama⁴⁶.

Un aspecto que resulta muy conveniente del diagrama mostrado en la figura 3 es la utilización de la escala “regiones latitudinales”, que se encuentra ubicada en el lado derecho del diagrama. Para su utilización se debe calcular la biotemperatura bajo el punto a nivel del mar de un sitio de interés, lo cual se logra según el criterio de que la temperatura disminuye 6 °C por cada 1000 m de incremento en altitud⁴⁷.

42 *ibid.*, 25.

43 *ibid.*, 25.

44 *ibid.*, 25.

45 *ibid.*, 25-26.

46 *ibid.*, 26.

47 *ibid.*, 27.

2. Metodología

2.1 Obtención de información climática

2.1.1 Temperatura y precipitación pluvial

Utilizando la base de datos de WorldClim⁴⁸ para el período 1950 a 2000, se recuperaron 24 capas geográficas con información de temperatura media y precipitación pluvial para cada uno de los meses del año. Estas capas geográficas tienen una resolución espacial de aproximadamente 1 km² por píxel (30 arcos de segundo/píxel) y fueron procesadas para que se ajustaran cartográficamente a la extensión territorial de la República de Guatemala. A partir de esta información se obtuvieron los registros de temperatura y precipitación pluvial promedio anual para el país.

2.1.2 Cálculo de la biotemperatura

Como se señaló anteriormente, Holdridge⁴⁹ considera que la biotemperatura representa el rango de la temperatura que posibilita un crecimiento vegetativo óptimo de las plantas y está comprendido entre los 0 y 30 °C. Asimismo, propone dos fórmulas para su cálculo: la primera consiste en obtener los promedios de temperatura horaria, eliminando los valores inferiores a 0°C y mayores a 30 °C; y la segunda, como él mismo lo indica, es una “(...) fórmula empírica que parece trabajar bien en la región Subtropical”. En esta última fórmula hace un ajuste de la temperatura, al restarle un factor de compensación por latitud a las temperaturas medias mensuales mayores de 24 °C.

En el contexto del presente estudio, inicialmente se descartó la primera fórmula por carecer de información de temperaturas horarias y, consecuentemente, se optó por utilizar la fórmula de la compensación por latitud a partir de los 24 °C. Al utilizar esta vía metodológica, los resultados fueron significativamente inconsistentes. Por ejemplo, los valores de biotemperatura estimados a nivel del mar fueron inferiores a los valores de las regiones ubicadas tierra adentro. Consecuentemente, la clasificación

⁴⁸ WorldClim, “Data for Current Conditions (~1950-2000) | WorldClim - Global Climate Data”, *WorldClim - Global Climate Data Free Climate Data for Ecological Modeling and GIS*, consultado el 8 junio, 2010, <http://www.worldclim.org/current>.

⁴⁹ Holdridge, *Ecología basada*, 16.

de las zonas de vida de las regiones costeras resultó incoherente. Estos hallazgos no solo permitieron comprobar que esta vía metodológica es pertinente para zonas propias de regiones subtropicales ubicadas a nivel del mar; sino que también reforzaron el criterio de múltiples autores⁵⁰ acerca de la ubicación de Guatemala en la región tropical.

Sobre esta base, y con el soporte de los hallazgos de Lugo y su equipo de colaboradores⁵¹, quienes modificaron la fórmula propuesta por Holdridge⁵² para estimar la biotemperatura, se optó por utilizar la siguiente ecuación:

$$T^{\circ}\text{bio} = \frac{\sum(Tm[i] \text{ si } 0 < Tm[i] < 30; \text{ sino } 0)}{12\{i=1 \dots 12\}}$$

En donde:

$T^{\circ}\text{bio}$ = biotemperatura media anual

i = los meses de enero a diciembre

$Tm[i]$ = temperatura media mensual

Considerando que en Guatemala no se registran temperaturas promedio menores a 0 °C ni superiores a 30 °C, se asumió que la biotemperatura es igual a la temperatura media anual.

2.2 Determinación de la región latitudinal

Tal como lo estipula el sistema de clasificación diseñado por Holdridge, para establecer la categoría de ubicación latitudinal de una región determinada es preciso contar con el dato de las biotemperaturas estimadas a nivel del mar, tanto en el litoral Atlántico como en el Pacífico. Asimismo, se requiere calcular la temperatura equivalente a nivel del mar para todos aquellos puntos que se ubiquen por encima del nivel del mar. Para ello se utilizó

50 Walter Heinrich, Elisabeth Harnickell y Dieter Mueller-Dombois, *Climate-Diagram Maps of the Individual Continents and the Ecological Climatic Regions of the Earth* (Berlin: Springer-Verlag, 1975), 10. De las Salas, *Suelos y ecosistemas*, 14. Blackburn y Gaston, "The Relationship between", 195-204. Kricher, *A Neotropical Companion*, 5. Primack et ál., eds., *La selva maya*, 23. Louman, Quirós y Nilsson, *Sivicultura de bosques*, 23. Peel, Finlayson y McMahon, "Updated world map", 1633-44. F. Stuart Chapin III, Pamela A. Matson y Harold A. Mooney, *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (New York, NY: Springer New York, 2002), 51-60. Kricher, *Tropical Ecology*, 14-9.

51 Ariel E. Lugo et ál., "The Holdridge Life Zones of the Conterminous United States in Relation to Ecosystem Mapping", *Journal of Biogeography* 26, núm. 5 (1999): 1025-38, consultado 16 abril, 2010, doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00329.x., 1030.

52 Holdridge, *Ecología basada*, 18.

el criterio de Holdridge⁵³, que consiste en restar 6 °C de temperatura por cada 1000 m de elevación sobre el nivel de mar, a cada uno de estos puntos.

Con estos datos se procedió a establecer la región latitudinal a la que corresponde cada uno de los puntos analizados. Esta información se obtuvo utilizando el lado izquierdo del diagrama de clasificación de zonas de vida (figura 3).

2.3 Determinación de las zonas de vida

2.3.1 Codificación del modelo inicial

Una primera parte del proceso de modelación y clasificación consistió en codificar las 37 zonas de vida que resultan de la utilización del diagrama de zonas de vida de Holdridge de la figura 3. Al mismo tiempo, esto requiere la codificación de los valores de biotemperatura, precipitación y relación de evapotranspiración potencial⁵⁴ que se encuentran dentro de cada hexágono del diagrama.

Para ello, y con el auxilio de las herramientas informáticas del ArcGis®, a partir de una imagen digitalizada del diagrama de la figura 3, se elaboraron cuatro capas digitales, con una resolución espacial de 1 mm por cada píxel. Las primeras tres capas configuradas a partir de los valores interpolados de las escalas logarítmicas de: i) biotemperatura o pisos altitudinales; ii) precipitación pluvial; y iii) relación de evapotranspiración potencial y precipitación o provincias de humedad. La cuarta capa corresponde a la delimitación de cada uno de los hexágonos y la asignación de sus respectivos nombres.

Con el módulo Modelbuilder® del ArcGis® se combinaron las cuatro capas ya mencionadas para obtener una nueva capa con los valores de las potenciales combinaciones de biotemperatura, precipitación y relación de evapotranspiración potencial para cada zona de vida. A cada combinación se le asignó un código único asociado a una sola zona de vida. Con esto

⁵³ *ibid.*, 27.

⁵⁴ La relación de evapotranspiración potencial se obtiene al dividir la evapotranspiración potencial y la precipitación total anual; sus valores definen las provincias de humedad dentro del diagrama de clasificación de las zonas de vida (ver figura 2).

se obtuvieron zonas de vida “puras”, evitando con ello la presencia de zonas “de transición”. De hecho, estas zonas de transición están previstas en el diagrama de clasificación de zonas de vida. Aparecen con “líneas punteadas” y, en términos de clasificación, un mismo lugar podría ubicarse en dos o tres zonas de vida diferentes, un aspecto que no fue explicado por Holdridge⁵⁵ ni por sus colaboradores. Bajo esta circunstancia, en este estudio se optó por codificar únicamente las denominadas “zonas puras”.

2.3.2 Modelo de codificación de las variables climáticas de Guatemala

Una vez procesadas y acotadas a la superficie del territorio nacional, las 24 capas geográficas de temperatura y precipitación pluvial recuperadas de WorldClim pasaron a formar parte de un modelo intermedio creado para obtener los datos de biotemperatura media anual y de precipitación total anual, a partir de los cuales se pudo estimar la relación de evapotranspiración potencial.

Las bases de datos de temperatura y precipitación disponibles en WorldClim⁵⁶ tienen como características principales: i) su compilación histórica, que cubre el periodo de 1950 a 2000; ii) provienen de estaciones meteorológicas situadas alrededor del mundo (incluyendo las nacionales del Insivumeh⁵⁷); iii) han sido procesadas mediante un modelo de interpolación que toma en cuenta la altitud, la cual es proporcionada por un modelo de elevación digital elaborado por la Agencia de Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio de los Estados Unidos (NASA, por sus siglas en inglés); y iv) tiene una resolución espacial aproximada de 1 km² por píxel.

Con esta información se generó una capa digital que integra los valores de estas tres variables, fundamentales para operar el diagrama de clasificación de zonas de vida. Estos datos fueron contrastados a nivel de cada píxel, para obtener un código único, a partir de los parámetros descritos en el acápite 2.3.1.

55 Holdridge, *Ecología basada*, 27.

56 Robert J. Hijmans et ál., “Very high resolution interpolated”, 1965-78.

57 Instituto Nacional de Sismología, Vulcanología, Meteorología e Hidrología de Guatemala.

2.3.3 Asignación de nombres de las zonas de vida para cada píxel

La parte final de este ejercicio intermedio consistió en asignar el nombre de la zona de vida correspondiente a cada píxel, en función del código obtenido mediante la vinculación de los cuadros generados en el proceso de codificación de las zonas de vida (acápites 2.3.1. y 2.3.2.).

2.3.4 Simplificación del modelo

En las primeras aplicaciones del modelo algunos píxeles no fueron clasificados, cuestión que se explica por la generación de códigos duplicados para las variables de biotemperatura y relación de evapotranspiración-precipitación, impidiendo, a través del modelo, la asignación adecuada del nombre de la zona de vida. Debido a que la relación de evapotranspiración-precipitación se obtiene mediante las variables biotemperatura y precipitación pluvial, se tomó la decisión de utilizar únicamente estas dos últimas variables para poder relacionar zonas de vida y píxeles. Este procedimiento es consistente con la posición de diversos autores⁵⁸, cuando proponen utilizar únicamente estas dos variables climáticas. Aun así, es importante señalar que utilizando la relación de evapotranspiración potencial y la precipitación pluvial, es posible establecer un elemento de cohesión entre las diversas zonas de vida a partir de unidades ecológicas de mayor jerarquía, a las que Holdridge denomina provincias de humedad. Estas unidades se proponen como un primer criterio de agrupación de zonas con características de humedad similares.

2.4 Verificación de campo

Durante la fase de campo se desarrollaron exhaustivas y largas jornadas en cada una de las zonas de vida preliminarmente delimitadas a partir del proceso ya explicado anteriormente. Durante mes y medio, el recorrido abarcó un total de 4650 kilómetros y el análisis de todas las zonas de vida

58 ONERN (Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales), *Mapa ecológico del Perú, guía explicativa* (Lima: ONERN, 1976), 24. Holdridge, *Ecología basada*, 26. Vicente Céspedes y Joseph Tosi, “El sistema de zonas de vida”, *Biocenosis* 13, núm. 1/2 (2000): 57-62, 60. David N. Yates, Timothy G. F. Kittel y Regina Figge Cannon, “Comparing the correlative Holdridge model to mechanistic biogeographical models for assessing vegetation distribution response to climatic change”, *Climatic Change* 44 (2000): 59-87. Jiménez, “Resiliencia de los ecosistemas,” 45.

presentes en el territorio nacional. La verificación de campo se estructuró siguiendo los siguientes criterios de análisis: i) fisonomía de la vegetación y presencia de especies indicadoras; ii) distribución de principales cultivos; iii) verificación de algunos límites; y iv) observación del relieve y el paisaje. El conjunto de hallazgos retroalimentó el proceso de clasificación en su fase final.

2.5 Rectificación del modelo de clasificación y asignación final de nombres a los ecosistemas

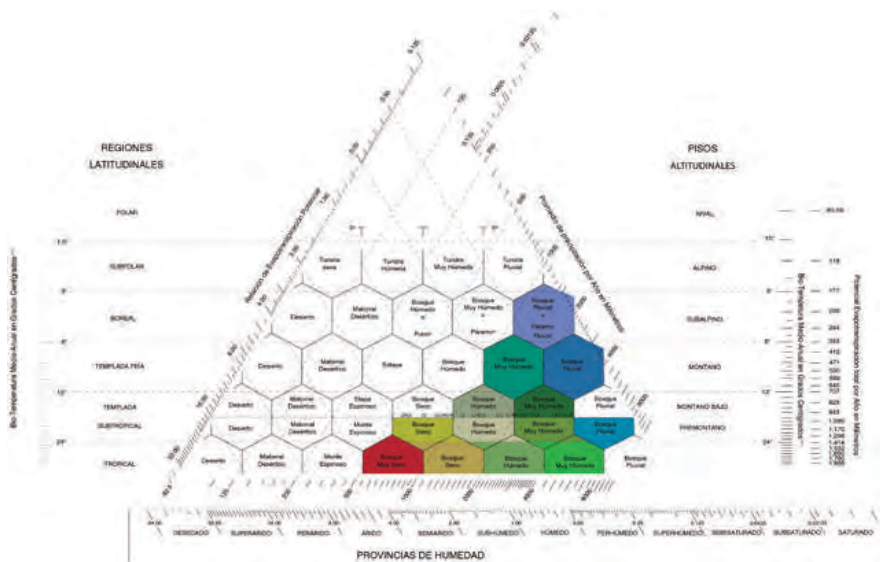
La fase de campo reveló inconsistencias entre la realidad y los límites entre las zonas de vida de los pisos basales y las zonas de vida del nivel premontano, conforme el diagrama de la figura 3. El discernimiento en torno a estos hallazgos de campo y la aplicación del modelo de clasificación permitió asociar las inconsistencias con la presencia de una zona transicional entre estos dos pisos altitudinales no reflejada en el diagrama de clasificación. Para corregir esta situación, se truncaron los hexágonos del diagrama de Holdridge en la línea horizontal de los 24 °C, tal como se muestra en la figura 4, manteniendo sin alteración la franja de las provincias de humedad, como en su momento lo propusieron Yates, Kittle y Cannon, quienes generaron el denominado modelo simplificado de Holdridge (SHI, por las siglas en inglés provenientes del Simple Holdridge Implementation)⁵⁹.

Para implementar estas adecuaciones se realizaron las modificaciones al modelo intermedio tomando como base las reglas de decisión que se presentan en el cuadro 1. Una vez aplicado el modelo modificado, se atendieron las inconsistencias generadas por el efecto sombra de la lluvia o sequía orográfica⁶⁰ de algunas regiones del país.

59 Yates, Kittel y Cannon, "Comparing the correlative", 62.

60 Fenómeno climatológico en el cual las cadenas montañosas, especialmente aquellas que se presentan de forma paralela ejercen un importante efecto sobre el flujo de aire que las atraviesa haciendo que dicho aire se caliente con mayor rapidez produciendo lluvias a partir de una determinada altura (efecto de detención). Esta pérdida de agua acentúa el efecto desecador de los vientos en las partes bajas de los valles intermontanos (efecto Föhn).

Figura 4. Modificación al diagrama para la clasificación de zonas de vida



Fuente: elaboración propia con base en Holdridge⁶¹, y Yates, Kittel y Cannon⁶².

Cuadro 1. Adecuación de la denominación de los ecosistemas en función de su valor máximo o mínimo de biotemperatura

Tipo de ecosistema en modelo intermedio ⁶³	Biotemperatura (°C)	Tipo de ecosistema en el modelo final
bs-T	< 24	bs-PMT
bs-T	> 24	bs-T
bs-PMT	< 24	bs-PMT
bs-PMT	> 24	bs-T
bh-T	< 24	bh-PMT
bh-T	> 24	bh-T
bh-PMT	< 24	bh-PMT
bh-PMT	> 24	bh-T
bmh-T	< 24	bmh-PMT
bmh-T	> 24	bmh-T
bmh-PMT	< 24	bmh-PMT
bmh-PMT	> 24	bmh-T

Fuente: elaboración propia, 2015.

61 Holdridge, *Ecología basada*, 9.
62 Yates, Kittel y Cannon, “Comparing the correlative”, 62.
63 La nomenclatura de los ecosistemas del cuadro 1 se muestra en una nota al pie de página en el cuadro 2 de la sección 3.4 de los resultados.

2.6 Limpieza de píxeles aislados

Derivado del proceso de codificación y del nivel de resolución con el que se generaron los mapas de las condiciones climáticas que sirvieron de base para la elaboración del mapa de ecosistemas (1 km²), algunos de estos ecosistemas se encontraban representados por “píxeles unitarios sueltos” o rodeados de otro ecosistema de mayor extensión. Estos píxeles fueron asociados con el ecosistema que los rodeaba y en el caso de ecosistemas con limitada representación (ecosistemas minoritarios), previo a la asociación, se realizó una verificación de campo.

3. Resultados

3.1 En torno a las condiciones ambientales analizadas

Cada una de las variables climáticas analizadas ha facilitado la elaboración de mapas individuales que por sí solos contribuyen a delimitar unidades ecológicas, útiles para comprender la distribución de la diversidad biológica en el país.

3.1.1 Pisos altitudinales

Tal como se infiere del diagrama de clasificación de las zonas de vida, con los datos de biotemperatura es posible demarcar los pisos altitudinales que caracterizan las dinámicas ecológicas. Los rangos de biotemperatura para cada piso y sus respectivas transiciones son los siguientes: subandino/montano: <6.9 °C, montano: 6.9-10.9 °C, montano/montano bajo: 10.9-13.9 °C, montano bajo: 13.9-17.9 °C, premontano: 17.9-21.9 °C, premontano/basal: 21.9-28.3 °C. La biotemperatura media anual más alta que se registra para Guatemala, en el contexto del presente análisis, es de 28.3 °C.

En el mapa 1 se presenta la distribución de los seis pisos altitudinales que han sido identificados en Guatemala.

Mapa 1. Distribución espacial de los pisos altitudinales de Guatemala



Fuente: elaboración propia, 2015.

3.1.2 Provincias de precipitación

Con la información de las bases de datos de WorldClim⁶⁴ es posible concluir que en Guatemala la precipitación pluvial presenta un rango de variación que oscila entre los 577 y los 5375 mm anuales. Con este volumen de precipitación en el territorio nacional, y conforme el diagrama de clasificación de las zonas de vida, es posible identificar cuatro franjas o regiones de precipitación.

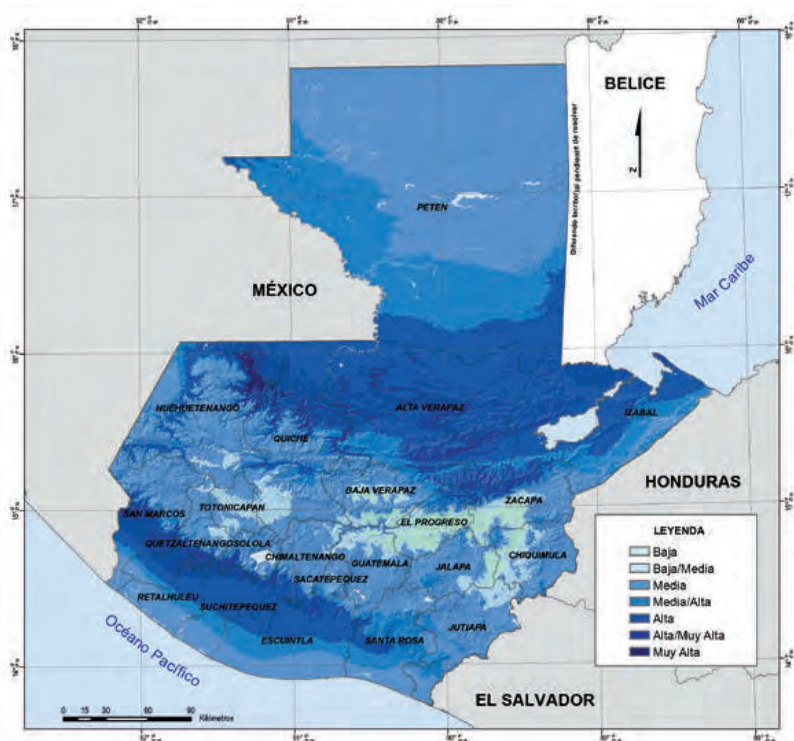
Al igual que como sucede con los pisos altitudinales, cada región está delimitada por franjas transicionales que demarcan un rango superior o inferior dentro de cada franja, permitiendo una mayor amplitud en los rangos de precipitación originales para cada zona de vida (Mapa 2).

64 WorldClim, "Data for Current Conditions (1950-2000) | *WorldClim - Global Climate Data*".

Las franjas transicionales de precipitación señalan que los ecosistemas que se encuentren dentro de sus rangos respectivos de precipitación puedan cambiar de clasificación pasando a cualquiera de las zonas adyacentes tan solo con un mínimo incremento de la biotemperatura (manteniéndose la precipitación constante).

Los rangos de precipitación pluvial para cada franja o provincia y sus respectivas transiciones son los siguientes: baja: <880 mm, baja/media: 880-1100 mm, media: 1100-1800 mm, media/alta: 1800-2250 mm, alta: 2250-3500 mm, alta/muy alta: 3500-4500; y muy alta: >4500 mm.

Mapa 2. Distribución espacial de las provincias de precipitación de Guatemala



Fuente: elaboración propia, 2015.

3.1.3 Provincias de humedad

Los rangos de evapotranspiración potencial obtenidos para cada franja o provincia, y sus respectivas transiciones, son los siguientes: pluvial: <0.23 , pluvial/muy húmedo: $0.23-0.29$, muy húmedo: $0.29-0.46$, muy húmedo/húmedo: $0.46-0.59$, húmedo: $0.59-0.93$, húmedo/seco: $0.93-1.17$; seco: $1.17-1.84$; seco/muy seco: $1.84-2.32$ y muy seco: >2.32 .

Con base en estos rangos se identificaron las provincias de humedad presentes en Guatemala, las cuales incluyen desde la semiárida, pasando por la subhúmeda, húmeda y perhúmeda, hasta llegar a la superhúmeda. Por lo anterior, y conforme la nomenclatura adoptada en este sistema de clasificación, a cada zona de vida se le asigna un apelativo de humedad, que puede ser: “muy seco”, “seco”, “húmedo”, “muy húmedo” y “pluvial”, respectivamente.

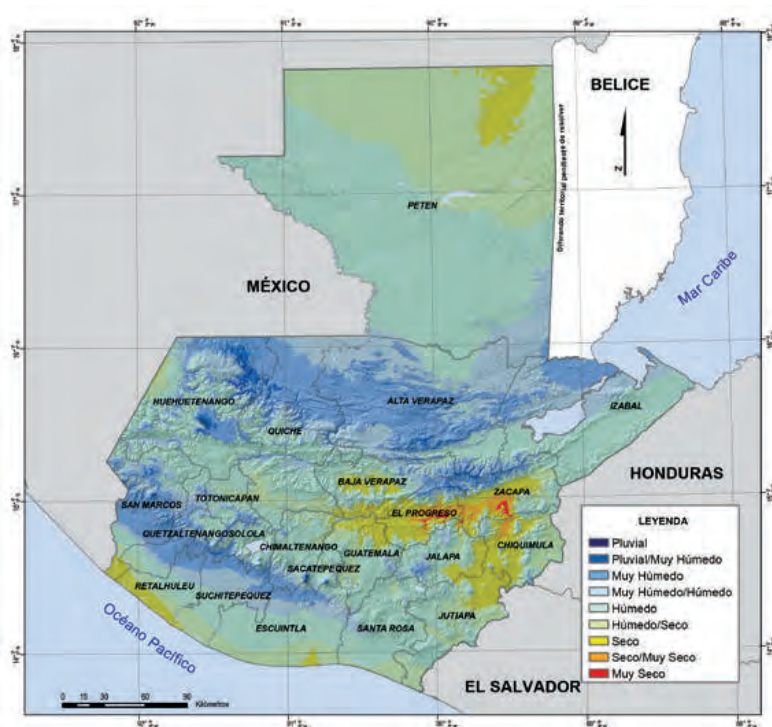
De la misma forma como ocurre con los pisos altitudinales y las fajas de precipitación, las provincias de humedad forman franjas transicionales entre una y otra, permitiendo una mayor amplitud en los rangos de relación entre evapotranspiración potencial y precipitación originales para cada ecosistema (mapa 3).

Como en los casos anteriores, las franjas transicionales entre provincias de humedad inducen a que los ecosistemas que se encuentren dentro de sus rangos respectivos puedan cambiar de clasificación pasando a cualquiera de los ecosistemas adyacentes con tan solo una mínima modificación de la biotemperatura y la precipitación.

3.2 En torno a la región latitudinal que corresponde a Guatemala

Considerando que todos los registros de la biotemperatura media en el país, incluyendo los puntos más elevados del territorio nacional, fueron superiores a los $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ cuando se ponderaron a nivel del mar, es posible concluir que Guatemala forma parte de la región latitudinal tropical.

Mapa 3. Distribución espacial de las provincias de humedad de Guatemala



Fuente: elaboración propia, 2015.

3.3 En torno a las enmiendas realizadas al modelo

3.3.1 Correcciones realizadas al bosque muy húmedo premontano (bmh-PMT)

Durante la verificación, en la fase de campo, se identificaron algunos espacios territoriales cuya clasificación asignada no correspondía a los ecosistemas observados. Esta situación fue particularmente significativa en los cañones o cauces de algunos ríos que tienen una orientación este-oeste, específicamente en tres áreas geográficas: i) el cañón del río Chixoy que cubre los municipios de Sacapulas, sur de Uspantán y Chicamán, y el norte de San Andrés Sajcabajá, todos en el departamento de Quiché; ii) el cañón del río Cuilco, en el sur del departamento de Huehuetenango; y iii) en la depresión norte de Nentón que llega a tres kilómetros al noreste de San Andrés Huista, aldea del municipio de Jacaltenango, también en el departamento de Huehuetenango.

En los primeros dos casos, la corrección consistió en la reclasificación de las porciones territoriales ubicadas por debajo de la cota de los 1400 msnm, asociándolas con el ecosistema bosque seco premontano tropical (bs-PMT) luego de verificar que la vegetación observada en esos territorios corresponde a este ecosistema. En el caso de Nentón, y siguiendo también las verificaciones de campo, se reclasificó el ecosistema bosque muy húmedo premontano tropical, ubicado por debajo de los 1400 msnm, y se asoció al ecosistema bosque húmedo premontano tropical. En los tres casos se constató que el modelo de interpolación que utiliza WorldClim asignó valores de temperatura y precipitación pluvial que no corresponden a la realidad. Sin embargo, este no es una cuestión que atañe al modelo, más bien, obedece a la ausencia de suficientes registros climáticos y de otras variables ambientales en esos territorios.

3.3.2 Correcciones realizadas al bosque seco montano bajo (bs-MBT)

El ecosistema bosque seco montano bajo (bs-MBT) se registró únicamente en el municipio de Momostenango y al este de Santa Lucía la Reforma, ambos del departamento de Totonicapán. La precipitación estimada para esta zona de vida, de acuerdo con las interpolaciones de WorldClim, fluctúa entre los 910 y 960 mm/año. Según el diagrama de clasificación de zonas de vida de Holdridge, es a partir de 960 mm que empieza a expresarse el ecosistema bosque húmedo montano bajo tropical (bh-MBT). Durante la fase de campo, buscando la delimitación de las diferencias entre ambos ecosistemas, se constató que no existen tales, de manera significativa. En consecuencia, y considerando su mayor amplitud territorial, se procedió a unificar estas áreas bajo la denominación de bh-MBT.

3.3.3 Correcciones realizadas al bosque húmedo montano (bh-MT)

El ecosistema bosque húmedo montano (bh-MT) fue registrado en dos polígonos de menos de 30 km² cada uno, rodeados de una extensa presencia de bh-MBT. Considerando que durante la verificación de la fase de campo no se pudieron identificar elementos de diferenciación entre estos ecosistemas, y que los valores de precipitación y temperatura se encuentran en los límites del bh-MBT, se asignó esta clasificación para ambos.

3.4 Ecosistemas de Guatemala

El modelo final de clasificación revela que Guatemala tiene trece diferentes ecosistemas que se ubican en seis pisos altitudinales, siete provincias de precipitación y nueve provincias de humedad.

Dentro de estos, el ecosistema más extenso es el bosque húmedo tropical (bh-T), que cubre el 31.75 % del territorio nacional (3.43 millones de ha). Este se encuentra en las zonas bajas tanto del sur como del norte de la República, aproximadamente debajo de los 500 msnm (aunque en algunas regiones montañosas se podría encontrar hasta los 1000 m), registra temperaturas mayores de 24 °C y rangos de precipitación anual que van desde los 1400 hasta los 4000 mm.

El segundo lugar en extensión territorial le corresponde al ecosistema bosque seco tropical (bs-T), ya que abarca el 19.24 % de la superficie guatemalteca (2.08 millones de ha). Este ecosistema se encuentra en las zonas bajas tanto del sur como del norte del país, aproximadamente debajo de los 400 msnm; sin embargo, en algunas regiones montañosas del oriente se puede encontrar hasta los 700 msnm. Registra altas temperaturas, por encima de los 24 °C, pero con un rango de precipitación anual comprendido entre los 700 mm y 1850 mm, lo que hace que el coeficiente de la relación evapotranspiración potencial/precipitación sea superior a 1.

En conjunto, estos dos ecosistemas cubren una proporción territorial del 50.99 % con respecto a la superficie total del país.

Entre el bosque húmedo premontano tropical (bh-PMT) y el bosque húmedo montano bajo tropical (bh-MBT) cubren el 25.77 % del territorio guatemalteco, con proporciones territoriales independientes de 14.62 y 11.15 %, lo cual equivale a una extensión de 1.58 y 1.21 millones de ha respectivamente.

En conjunto, estos cuatro ecosistemas cubren una proporción territorial del 76.76 % con respecto a la superficie total del país.

Dentro de los ecosistemas con superficies comprendidas entre el 5 y el 10 % del país, destacan el bosque muy húmedo premontano tropical

(bmh-PMT), que abarca una extensión de 0.82 millones de ha (7.60 % del país) y el bosque muy húmedo tropical (bmh-T), con una extensión de 0.61 millones de ha (5.68 % del país).

Con extensiones por debajo de las 500 mil ha, se registra la presencia de ecosistemas como el bosque seco premontano tropical (bs-PMT), con una extensión de 0.48 millones de ha (4.44 % del país); bosque muy húmedo montano bajo tropical (bmh-MBT), con una extensión de 0.25 millones de ha (2.32 % del país), y bosque muy húmedo montano tropical (bmh-MT) con una extensión de 0.23 millones de ha (2.11 % del país).

Los ecosistemas de menor extensión territorial cubren colectivamente el 1.09 % de la superficie nacional. El más extenso de ellos es el bosque muy seco tropical (bms-T) que tiene una extensión de 81 888 ha y cubre el 0.76 % del territorio nacional. Los tres ecosistemas restantes presentan características pluviales especiales, de allí su importancia estratégica debido a la diversidad biológica que albergan o que tienen la capacidad de albergar. Dentro de estos ecosistemas se encuentran el bosque pluvial premontano tropical (bp-PMT), el bosque pluvial montano tropical (bp-MT) y el bosque pluvial subandino tropical (bp-SAT), los cuales, en conjunto, conforman únicamente el 0.33 % de la superficie territorial nacional.

En el cuadro 2 se resume la información sobre la extensión y la representación territorial de cada ecosistema, con base en los pisos altitudinales.

La distribución espacial de los ecosistemas se presenta en el mapa 4. A partir de un análisis cartográfico a nivel departamental se ha podido establecer que el departamento de San Marcos cuenta con diez ecosistemas diferentes, la mayor cantidad interdepartamental, en tan solo el 3.29 % del territorio nacional. Esto se explica, en buena medida, porque este departamento cuenta con la mayor variabilidad altitudinal del país, desde los 0 msnm hasta los 4220 msnm en la cima del volcán Tajumulco.

Cuadro 2. Extensión y representación territorial de los ecosistemas de Guatemala

Piso altitudinal	Ecosistema ⁶⁵	Extensión (ha)	Representación territorial (%)
Basal	bms-T	81 888	0.76
Basal	bs-T	2 079 179	19.24
Basal	bh-T	3 432 445	31.75
Basal	bmh-T	614 139	5.68
Premontano	bs-PMT	479 743	4.44
Premontano	bh-PMT	1 579 851	14.62
Premontano	bmh-PMT	821 184	7.60
Premontano	bp-PMT	30 320	0.28
Montano bajo	bh-MBT	1 206 960	11.15
Montano bajo	bmh-MBT	250 699	2.32
Montano	bmh-MT	228 441	2.11
Montano	bp-MT	2609	0.02
Subandino	bp-SAT	3180	0.03

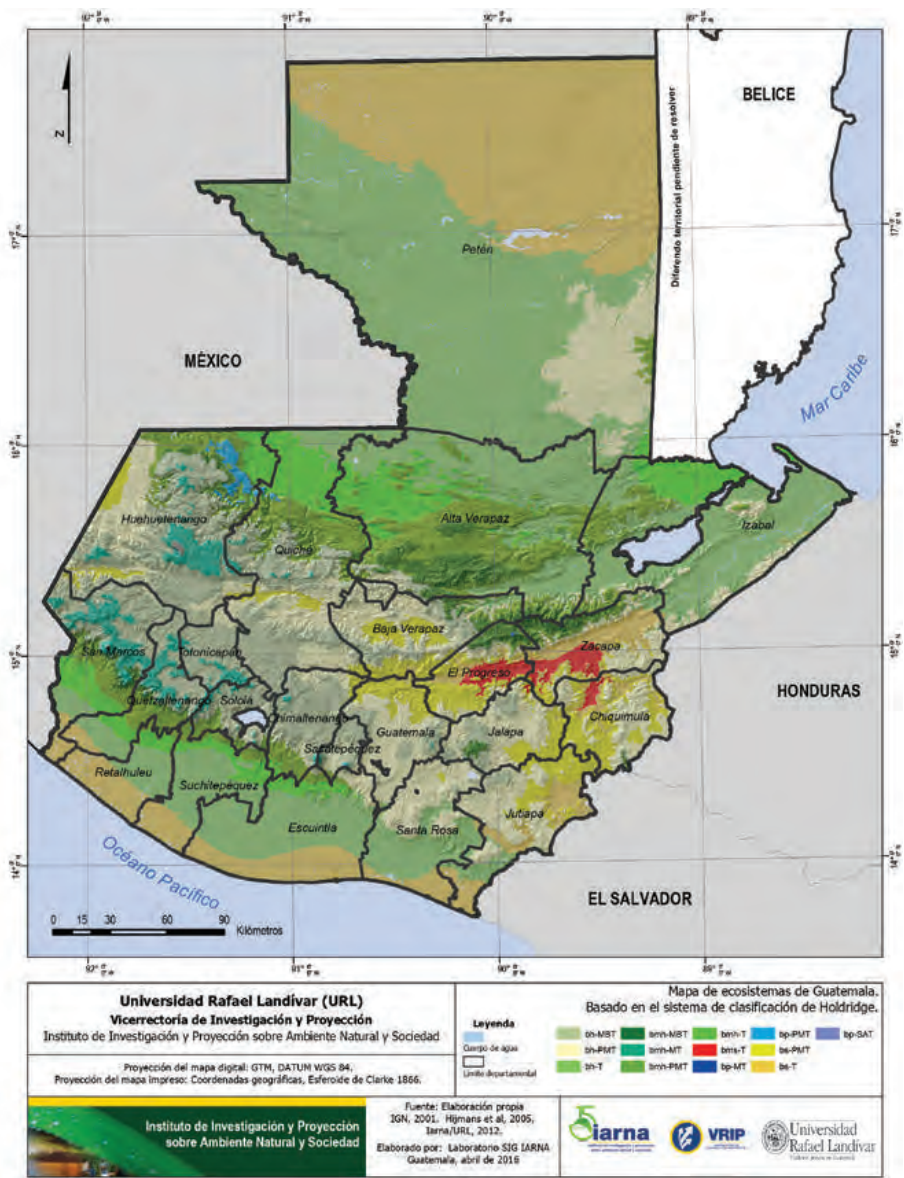
Fuente: elaboración propia, 2015.

En cuanto a la riqueza o cantidad de ecosistemas, a San Marcos le siguen los departamentos de Huehuetenango, Quiché y Suchitepéquez, que cuentan con nueve ecosistemas cada uno. Con ocho ecosistemas se encuentran cinco departamentos: Baja Verapaz, Chimaltenango, El Progreso, Escuintla y Zacapa.

El departamento con menor diversidad de ecosistemas es Totonicapán, ya que solamente cuenta con tres. En el cuadro 3 se presenta información sobre la extensión y la representación territorial de los ecosistemas a nivel departamental.

⁶⁵ Nombres completos de los ecosistemas de Guatemala: bh-MBT = bosque húmedo montano bajo tropical, bh-MT = bosque húmedo montano tropical, bh-PMT = bosque húmedo premontano tropical, bh-T = bosque húmedo tropical, bmh-MBT = bosque muy húmedo montano bajo tropical, bmh-MT = bosque muy húmedo montano tropical, bmh-PMT = bosque muy húmedo premontano tropical, bmh-T = bosque muy húmedo tropical, bms-T = bosque muy seco tropical, bp-MT = bosque pluvial montano tropical, bp-PMT = bosque pluvial premontano tropical, bs-PMT = bosque seco premontano tropical, bs-T = bosque seco tropical, bp-SAT = bosque pluvial subandino tropical.

Mapa 4. Ecosistemas de Guatemala conforme el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge



Fuente: elaboración propia, 2016.

Cuadro 3. Extensión y representación territorial de los ecosistemas a nivel departamental

N.º	Departamento	Ecosistema	Extensión (ha)	Representación territorial (%)
1	Alta Verapaz	bh-MBT	14 612.24	1.37
2		bh-PMT	19 712.23	1.85
3		bh-T	439 497.01	41.32
4		bmh-MBT	117 627.99	11.06
5		bmh-PMT	299 119.20	28.12
6		bmh-T	172 624.67	16.23
7		bp-MT	490.34	0.05
Total			1 063 683.68	100.00
1	Baja Verapaz	bh-MBT	61 890.90	20.52
2		bh-PMT	110 283.95	36.56
3		bh-T	10 777.98	3.57
4		bmh-MBT	21 206.31	7.03
5		bmh-PMT	17 187.14	5.70
6		bp-MT	122.51	0.04
7		bs-PMT	74 700.34	24.76
8		bs-T	5502.02	1.82
Total			301 671.14	100.00
1	Chimaltenango	bh-MBT	114 878.29	61.65
2		bh-PMT	30 235.48	16.23
3		bmh-MT	2449.02	1.31
4		bmh-PMT	24 846.56	13.33
5		bmh-T	6957.06	3.73
6		bp-MT	428.17	0.23
7		bs-PMT	6424.17	3.45
8		bs-T	119.25	0.06
Total			186 338.00	100.00

N.º	Departamento	Ecosistema	Extensión (ha)	Representación territorial (%)
1	Chiquimula	bh-MBT	3780.61	1.57
2		bh-PMT	103 292.85	42.99
3		bmh-MBT	1948.30	0.81
4		bms-T	8983.25	3.74
5		bs-PMT	93 151.82	38.77
6		bs-T	29 091.38	12.11
Total			240 248.22	100.00
1	El Progreso	bh-MBT	4203.27	2.29
2		bh-PMT	28 671.14	15.63
3		bmh-MBT	25 753.94	14.04
4		bmh-PMT	4190.53	2.28
5		bms-T	32 034.81	17.46
6		bp-MT	409.10	0.22
7		bs-PMT	66 290.63	36.13
8		bs-T	21 902.45	11.94
Total			183 455.87	100.00
1	Escuintla	bh-MBT	3355.33	0.74
2		bh-PMT	19 224.71	4.27
3		bh-T	257 757.30	57.21
4		bmh-MT	432.55	0.10
5		bmh-PMT	10 314.75	2.29
6		bmh-T	29 747.08	6.60
7		bp-MT	20.18	0.00
8		bs-T	129 678.67	28.78
Total			450 530.57	100.00
1	Guatemala	bh-MBT	41 580.92	18.99
2		bh-PMT	122 472.31	55.94
3		bh-T	2053.51	0.94
4		bmh-MT	466.18	0.21
5		bs-PMT	47 792.67	21.83
6		bs-T	4573.71	2.09
Total			218 939.29	100.00

N.º	Departamento	Ecosistema	Extensión (ha)	Representación territorial (%)
1	Huehuetenango	bh-MBT	299 927.73	40.76
2		bh-PMT	145 533.35	19.78
3		bmh-MBT	17 882.76	2.43
4		bmh-MT	72 204.69	9.81
5		bmh-PMT	89 219.42	12.12
6		bmh-T	43 655.30	5.93
7		bp-PMT	27 692.56	3.76
8		bs-PMT	37 024.54	5.03
9		bp-SAT	2694.92	0.37
Total			735 835.27	100.00
1	Izabal	bh-PMT	69 353.44	9.26
2		bh-T	486 397.86	64.91
3		bmh-MBT	4298.51	0.57
4		bmh-PMT	77 177.94	10.30
5		bmh-T	108 094.16	14.43
6		bs-T	3989.93	0.53
Total			749 311.83	100.00
1	Jalapa	bh-MBT	47 397.23	23.35
2		bh-PMT	101 499.83	50.01
3		bmh-MBT	7282.26	3.59
4		bmh-MT	54.52	0.03
5		bms-T	1022.09	0.50
6		bs-PMT	44 855.29	22.10
7		bs-T	857.68	0.42
Total			202 968.89	100.00
1	Jutiapa	bh-MBT	8471.34	2.55
2		bh-PMT	130 187.48	39.25
3		bh-T	37 406.46	11.28
4		bs-PMT	64 299.52	19.38
5		bs-T	91 349.50	27.54
Total			331 714.30	100.00

N.º	Departamento	Ecosistema	Extensión (ha)	Representación territorial (%)
1	Petén	bh-PMT	328 036.45	9.14
2		bh-T	1 738 679.35	48.45
3		bmh-PMT	17 542.06	0.49
4		bmh-T	9612.33	0.27
5		bs-T	1 494 576.14	41.65
Total			3 588 446.33	100.00
1	Quetzaltenango	bh-MBT	59 694.84	27.98
2		bh-T	35 502.56	16.64
3		bmh-MBT	6159.25	2.89
4		bmh-MT	39 918.04	18.71
5		bmh-PMT	36 970.18	17.33
6		bmh-T	18 636.10	8.74
7		bs-T	16 433.08	7.70
Total			213 314.04	100.00
1	Quiché	bh-MBT	251 256.40	34.51
2		bh-PMT	137 232.54	18.85
3		bh-T	55 780.75	7.66
4		bmh-MBT	6181.30	0.85
5		bmh-MT	8629.20	1.19
6		bmh-PMT	126 911.95	17.43
7		bmh-T	116 026.42	15.93
8		bp-PMT	2502.02	0.34
9		bs-PMT	23 645.76	3.25
Total			728 166.34	100.00
1	Retalhuleu	bh-T	62 979.96	32.39
2		bmh-PMT	6618.18	3.40
3		bmh-T	17 781.06	9.15
4		bs-T	107 037.80	55.06
Total			194 416.99	100.00

N.º	Departamento	Ecosistema	Extensión (ha)	Representación territorial (%)
1	Sacatepéquez	bh-MBT	35 934.69	67.05
2		bh-PMT	13 083.21	24.41
3		bmh-MT	1877.55	3.50
4		bmh-PMT	1919.31	3.58
5		bmh-T	125.93	0.23
6		bp-MT	656.98	1.23
Total			53 597.66	100.00
1	San Marcos	bh-MBT	111 977.44	31.52
2		bh-PMT	7735.98	2.18
3		bh-T	26 200.04	7.37
4		bmh-MBT	16 943.21	4.77
5		bmh-MT	72 338.57	20.36
6		bmh-PMT	42 885.77	12.07
7		bmh-T	52 641.05	14.82
8		bs-PMT	1001.59	0.28
9		bs-T	23 073.50	6.49
10		bp-SAT	484.97	0.14
Total			192 425.44	100.00
1	Santa Rosa	bh-MBT	6465.00	2.05
2		bh-PMT	122 635.73	38.81
3		bh-T	142 437.52	45.08
4		bs-PMT	1544.55	0.49
5		bs-T	42 913.70	13.58
Total			315 996.48	100.00
1	Sololá	bh-MBT	60 966.81	58.65
2		bh-PMT	10 166.76	9.78
3		bmh-MBT	36.40	0.04
4		bmh-MT	10 965.74	10.55
5		bmh-PMT	21 659.05	20.83
6		bmh-T	161.22	0.16
Total			103 955.99	100.00

N.º	Departamento	Ecosistema	Extensión (ha)	Representación territorial (%)
1	Suchitepéquez	bh-MBT	1324.95	0.62
2		bh-PMT	198.27	0.09
3		bh-T	125 426.46	58.33
4		bmh-MBT	186.62	0.09
5		bmh-MT	39.66	0.02
6		bmh-PMT	22 657.25	10.54
7		bmh-T	38 035.87	17.69
8		bp-PMT	125.67	0.06
9		bs-T	27 050.70	12.58
Total			215 045.44	100.00
1	Totonicapán	bh-MBT	79 242.10	73.57
2		bh-PMT	9404.71	8.73
3		bmh-MT	19 065.27	17.70
Total			107 712.08	100.00
1	Zacapa	bh-PMT	70 890.46	26.26
2		bh-T	11 548.37	4.28
3		bmh-MBT	25 192.02	9.33
4		bmh-PMT	21 964.45	8.14
5		bms-T	39 847.45	14.76
6		bp-MT	482.03	0.18
7		bs-PMT	19 012.32	7.04
8		bs-T	81 029.77	30.01
Total			269 966.88	100.00

Fuente: elaboración propia, 2015.

A manera de síntesis, en el cuadro 4 se compilan las principales características ambientales de los ecosistemas guatemaltecos. Los ecosistemas que tienen rangos altitudinales de más de 2000 m son el bosque húmedo premontano tropical, el bosque húmedo montano bajo tropical, el bosque muy húmedo premontano tropical y el bosque muy húmedo montano tropical. El ecosistema con el menor rango altitudinal es el bosque muy seco tropical con un rango altitudinal de 871 m.

En el caso de la biotemperatura, la mayor diferencia entre los valores máximos y mínimos se presenta en el ecosistema bosque muy húmedo montano tropical con 9.83 °C, mientras que la menor diferencia la presenta el ecosistema bosque muy seco tropical con 1.78 °C.

Los ecosistemas que registran los mayores niveles de precipitación son el bosque pluvial premontano tropical con 5375 mm, el bosque muy húmedo tropical con 4769 mm y el bosque muy húmedo premontano tropical con 4577 mm. En el otro extremo se encuentran el bosque muy seco tropical con 577 mm y el bosque seco premontano tropical con 701 mm.

Cuadro 4. Síntesis de las características ambientales de los ecosistemas

Zona de vida	Altitud (msnm)		Biotemperatura (°C)		Precipitación (mm)		Relación ETP/pp ⁶⁶	
	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max
bh-MBT	1033	3315	10.83	17.67	920	1998	0.442	0.983
bh-PMT	0	2292	17.50	24.52	1042	2296	0.514	1.102
bh-T	0	1650	20.80	24.52	1865	3409	0.384	0.746
bmh-MBT	979	2949	10.75	17.67	1830	3410	0.249	0.518
bmh-MT	1931	4047	3.42	13.25	1238	2110	0.095	0.517
bmh-PMT	0	2236	17.42	24.45	2010	4577	0.262	0.548
bmh-T	0	1485	21.67	24.46	3833	4769	0.272	0.369
bms-T	146	1017	22.19	23.97	577	878	1.497	2.405
bp-MT	2033	3962	5.75	10.92	1948	2573	0.158	0.257
bp-PMT	377	1933	18.50	21.58	4184	5375	0.213	0.274
bs-PMT	149	1740	18.67	23.98	701	1156	1.049	1.877
bs-T	0	1310	21.13	24.46	942	1803	0.696	1.439
bp-SAT	3151	4201	3.42	6.42	1762	2110	0.095	0.212

Fuente: elaboración propia, 2015.

66 ETP = evapotranspiración potencial; pp = precipitación pluvial.

Conclusiones

- El presente estudio permite verificar la coherencia conceptual y metodológica del sistema de clasificación de zonas de vida diseñado por Leslie Holdridge. Sin duda alguna, la fase de campo desarrollada durante este proceso de generación del mapa de ecosistemas del país no agota las necesidades acerca de la verificación constante de su validez. Sin embargo, la aplicación rigurosa de este marco analítico y conceptual, la aplicación de métodos específicos de este sistema de clasificación en combinación con el conocimiento de otras disciplinas, la utilización intensiva de la mejor información disponible, así como el uso de herramientas tecnológicas modernas imprimen un alto grado de confiabilidad al mapa de zonas de vida generado para Guatemala. En definitiva, el presente mapa constituye un insumo fundamental para retroalimentar las estrategias de gestión de la biodiversidad nacional, sobre todo aquellas que necesitan fundamentarse en el conocimiento científico, y al mismo tiempo, aplicado para relacionar estados del ambiente natural con eventos sociales históricos y actuales. Pero también, este insumo resulta vertebral ahora que la sociedad guatemalteca necesita conocer y dar seguimiento a las implicaciones del cambio y la variabilidad climática en todos los aspectos de las interacciones socio-naturales de la nación.
- El estudio también contribuye a verificar y refrendar su condición de país megadiverso. No obstante su relativa pequeña extensión, el país exhibe una alta variabilidad de climas, condición que favorece la riqueza y diversidad de formas de vida, hecho que se traduce en la presencia de nueve de los trece ecosistemas en tan solo el 23 % del territorio nacional.
- La pequeña extensión de territorio que corresponde a dos de esos trece ecosistemas, los sitúa en riesgo de desaparecer, no solo por las ya recurrentes presiones directas y fuerzas impulsoras de la degradación ambiental, sino por las nuevas y aditivas presiones que impone el cambio y la variabilidad climática global cuyas manifestaciones están a la vista de todos. Estos dos ecosistemas son:

bosque pluvial o páramo subandino tropical (bp-SAT), y bosque pluvial montano tropical (bp-MT).

- La aplicación de los sistemas de información geográfica y la información detallada del WorldClim merecen una reflexión adicional. Herramientas y datos utilizados al amparo de conceptos claros y propósitos bien definidos conducen a la generación de insumos de esta naturaleza. Uno de los campos de estudio que habilita el presente mapa de zonas de vida se refiere a la generación de escenarios respecto a la evolución de los ecosistemas frente a las variaciones de las condiciones climáticas, especialmente las variaciones de temperatura y precipitación pluvial. Estos ejercicios resultan necesarios para hacer previsiones sobre la evolución de servicios ecosistémicos estratégicos para la sociedad, tales como el agua, la energía y la gestión del riesgo, por ejemplo.
- En términos de la gestión de la biodiversidad nacional, el estudio ofrece información que tiene el potencial de impulsar estrategias territorialmente diferenciadas. También revela importantes diferencias interdepartamentales, exponiendo atributos favorables y limitantes importantes en busca de una mayor armonía socio-natural. Reconociendo la profundidad de la crisis institucional instalada en el país, cuestión que no permite optimismo en el cambio de las estrategias dominantes en la gestión de la biodiversidad nacional, no se puede desestimar el potencial de esta información para incrementar el empoderamiento de los grupos sociales del país que luchan por la defensa de sus territorios biodiversos y por el cambio de paradigmas, lo cual implica nuevos valores y pautas de relacionamiento entre personas, y entre estas y las otras formas de vida, y también un cambio de visión acerca del mundo o de los mundos.

Agradecimientos

Los autores agradecen a quienes colaboraron en la elaboración de esta investigación, en especial a los colegas investigadores: César Castañeda, César Sandoval, Diego Incer, Héctor Tuy, Jaime Carrera, Lorena Ninel Estrada, María Mercedes Lopez-Selva, Ottoniel Monterroso, Pedro Pineda, Rafael Sandoval y Rodolfo Véliz.

Bibliografía

- Blackburn, Tim M. y Kevin J. Gaston. "The Relationship between Geographic Area and the Latitudinal Gradient in Species Richness in New World Birds". *Evolutionary Ecology* 11, núm. 2 (1997): 195-204. Consultado 30 marzo, 2014. Doi:10.1023/A:1018451916734.
- Castañeda, César. "Diversidad de ecosistemas en Guatemala". En *Guatemala y su biodiversidad: Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*, 181-229. Guatemala: CONAP, 2008.
- Céspedes, Vicente y Joseph Tosi. "El sistema de zonas de vida". *Biocenosis* 13, núm. 1/2 (2000): 57-62.
- Chapin III, F. Stuart, Pamela A. Matson y Harold A. Mooney. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York, NY: Springer New York, 2002.
- Crivelli, Ernesto S., y María A. Dzendoletas. "Una propuesta para extender el rango de aplicación de la clasificación climática de Holdridge". *Ecología Austral* 12, núm. 1 (2002): 49-53.
- de la Cruz, René. *Clasificación de zonas de vida de Guatemala basada en el sistema Holdridge*. Guatemala: Instituto Nacional Forestal, 1976. ———. *Clasificación de zonas de vida de Guatemala a nivel de reconocimiento*. Guatemala: Instituto Nacional Forestal, 1982.
- de las Salas, Gonzalo. *Suelos y ecosistemas forestales: con énfasis en América tropical*. San José, Costa Rica: IICA, 1987.
- Environmental Systems Research Institute – ESRI. *ArcGIS* (versión 9.0). Redlands, California: Environmental Systems Research Institute, 2004.
- Finegan, Bryan. *Condiciones y recursos de los ambientes tropicales. Curso de bases ecológicas para la producción sostenible*. Turrialba, Costa Rica: CATIE, 1995.
- Good, Ronald. *The Geography of the Flowering Plants*. London: Longmans Group Limited, 1964.
- Hijmans, Robert J., Susan E. Cameron, Juan L. Parra, Peter G. Jones y Andy Jarvis. "Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas". *International Journal of Climatology* 25 (2005): 1965-78.

- Holdridge, Leslie. *Ecología basada en zonas de vida*. Traducido por Humberto Jiménez Saa. San José, Costa Rica: IICA, 1979.
- . *Life Zone Ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center, 1967.
- Iarna-URL (Instituto de Agricultura, Recursos Naturales y Ambiente de la Universidad Rafael Landívar). *Cambio climático y biodiversidad. Elementos para analizar sus interacciones en Guatemala con un enfoque ecosistémico*. Serie técnica 35. Guatemala: Iarna-URL, 2011.
- . *Perfil ambiental de Guatemala 2010-2012. Vulnerabilidad local y creciente construcción del riesgo*. Perfil Ambiental 12. Guatemala: Iarna-URL, 2012.
- Jiménez, Mildred. “Resiliencia de los ecosistemas naturales terrestres de Costa Rica al cambio climático”. Tesis MSc, CATIE, Escuela de Posgrado, 2009.
- Jiménez Saa, Humberto. “Anatomía del sistema de ecología basada en zonas de vida de L. R. Holdridge”. Trabajo presentado en Curso Internacional de Ecología Basada en Zonas de Vida, San José, Costa Rica, 23 febrero al 13 marzo, 1993.
- Kricher, John. *A Neotropical Companion: An Introduction to the Animals, Plants, and Ecosystems of the New World Tropics*. Nueva Jersey: Princeton University Press, 1997.
- . *Tropical Ecology*. Nueva Jersey: Princeton University Press, 2011.
- Louman, Bastiaan, David Quirós y Margarita Nilsson. *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central*. Turrialba, Costa Rica: CATIE, 2001.
- Lugo, Ariel E., Sandra L. Brown, R. Dodson, Thomas S. Smith y Herman H. Shugart. “The Holdridge Life Zones of the Conterminous United States in Relation to Ecosystem Mapping”. *Journal of Biogeography* 26, núm. 5 (1999): 1025-38. Consultado 16 abril, 2010. Doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00329.x.
- ONERN (Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales). *Mapa ecológico del Perú, guía explicativa*. Lima: ONERN, 1976.

- ONU (Organización de Naciones Unidas). “Convenio sobre la diversidad biológica”, 1992. Consultado 17 de septiembre, 2015. <http://www.cbd.int/Doc/Legal/Cbd-Es.Pdf>.
- Peel, Murray C., Brian L. Finlayson y Thomas A. McMahon. “Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification”. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11, núm. 5 (2007): 1633-44. Consultado 25 agosto, 2012. Doi:10.5194/hess-11-1633-2007.
- Price, Peter W. *Insect Ecology*. 3a. ed. New York: Wiley, 1997.
- Primack, Richard B., David Bray, Hugo A. Galletti e Ismael Ponciano, eds. *La selva maya: conservación y desarrollo*. México: Siglo XXI, 1999.
- Schimper, Andreas y Franz Wilhelm. *Plant-Geography upon a Physiological Basis*. Oxford: Clarendon Press, 1903.
- Sutton, David B. y N. Paul Harmon. *Fundamentos de ecología*. Limusa, 2001.
- Toledo, Víctor Manuel y Narciso Barrera-Bassols. *La memoria biocultural. La importancia ecológica de las sabidurías tradicionales*. Barcelona, España: Icaria editorial S.A., 2008.
- Walter, Heinrich, Elisabeth Harnickell y Dieter Mueller-Dombois. *Climate-Diagram Maps of the Individual Continents and the Ecological Climatic Regions of the Earth*. Berlín: Springer-Verlag, 1975.
- WorldClim. “Data for Current Conditions (~1950-2000) | WorldClim - Global Climate Data.” *WorldClim - Global Climate Data Free Climate Data for Ecological Modeling and GIS*. Consultado 8 junio, 2010. <http://www.worldclim.org/current>.
- Yates, David N., Timothy G. F. Kittel y Regina Figge Cannon. “Comparing the correlative Holdridge model to mechanistic biogeographical models for assessing vegetation distribution response to climatic change”. *Climatic Change* 44 (2000): 59-87.